

# VU Research Portal

## Grondwater als bron voor biodiversiteit.

Witte, J.P.M.

2008

### **document version**

Publisher's PDF, also known as Version of record

[Link to publication in VU Research Portal](#)

### **citation for published version (APA)**

Witte, J. P. M. (2008). *Grondwater als bron voor biodiversiteit*. VU University.

### **General rights**

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

### **Take down policy**

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

### **E-mail address:**

[vuresearchportal.ub@vu.nl](mailto:vuresearchportal.ub@vu.nl)

# Grondwater als bron voor biodiversiteit

Mijnheer de rector, dames en heren,

Natte natuurgebieden, daar wordt een mens beter van. Een plas met Witte waterlelies omzoomd door rietlanden, en dan in het riet een bassende Roerdomp of een kwetterende Kleine karekiet (Figuur 1): ik vind het bijzonder rustgevend. Ook mag ik graag vertoeven in bloemrijke graslanden of struinen door een spannend moerasbos met bloedzuigers, steekmuggen en kuilen waarin je kunt wegzakken.

Als kind kwam ik op weg van en naar school langs een weiland waar ik uren kon doorbrengen tussen de Koekoeksbloemen en de salamanders. Van twee gestolen olievaten en enkele planken bouwde ik een gammel vlot waarmee ik de wereld verkende. Menigmaal, en tot ongenoegen van mijn ouders, ben ik in de sloot gedonderd. Straf mocht niet baten, want de natte natuur bleek een dwingende aantrekkingskracht op mij uit te oefenen. Of het nou komt door teeltkeuze of door opvoeding, ik zou het niet kunnen zeggen, maar mijn liefde gaat uit naar natte natuurgebieden en ik ervaar een gevoel van thuiskomen wanneer ik zulke gebieden bezoek. Geur speelt, op een half bewust niveau, een grote rol bij het opwekken van dat gevoel. Onweerstaanbaar zijn de karamelgeur van Reukgas en de wat zwavelige geur van veen.

Van mijn eerste liefde heb ik mijn beroep mogen maken. Mijn huidige leven speelt zich echter vooral af achter een computer, waar ik gegevens analyseer, computerprogramma's maak en teksten schrijf: ik ben een echte desktop-ecoloog geworden. Een beetje stressvol, heel anders dus dan in de echte natuur, maar nog steeds op een prettige manier spannend en uitdagend. Mijn



Figuur 1. Laagveenplas met Waterlelie, omzoomd door kraggen met riet.

beroep bestaat uit het verklaren en voorspellen van de diversiteit aan plantensoorten in afhankelijkheid van water, en dan vooral van grondwater en het water dat boven in de bodem zit, het bodemvocht.

In deze rede zal ik uitleggen waarom dat vak van mij niet alleen interessant is, maar ook belangrijk voor het behoud van datgene dat mij lief is, de natuur. Tevens zal ik aangeven wat ik de komende jaren wil onderzoeken.

### **Grondwater en de teloorgang van de natuur**

Zoals u weet gaat het niet zo goed met de natuur. Dat hangt voor een belangrijk deel samen met een gebrek aan zowel voldoende water als water van de juiste kwaliteit. In 1989 verschenen de resultaten van een door de Overheid gefinancierd onderzoek, waaruit bleek dat Nederland was verdroogd, zodanig zelfs, dat dit misschien wel de belangrijkste oorzaak is voor de achteruitgang van de natuur in de twintigste eeuw<sup>1</sup>. Die verdroging is in de eerste plaats veroorzaakt door ontwatering van landbouwgronden, na de tweede wereldoorlog uitgevoerd in het kader van door de overheid zwaar gesubsidieerde ruilverkavelingen. Toename van de grondwaterwinning en andere ingrepen in de waterhuishouding, deden daar een schepje bovenop<sup>1-3</sup>. Het gevolg was dat de natuur verpieterde.

Figuur 2 illustreert wat verdroging kan uitrichten: op de linkerfoto zien we een Elzenbroekbos met Dotterbloem en andere leuke soorten in de ondergrond, op de rechterfoto hetzelfde bos enkel jaren na verlaging van de grondwaterstand, met een monotone ondergroei van Braam.

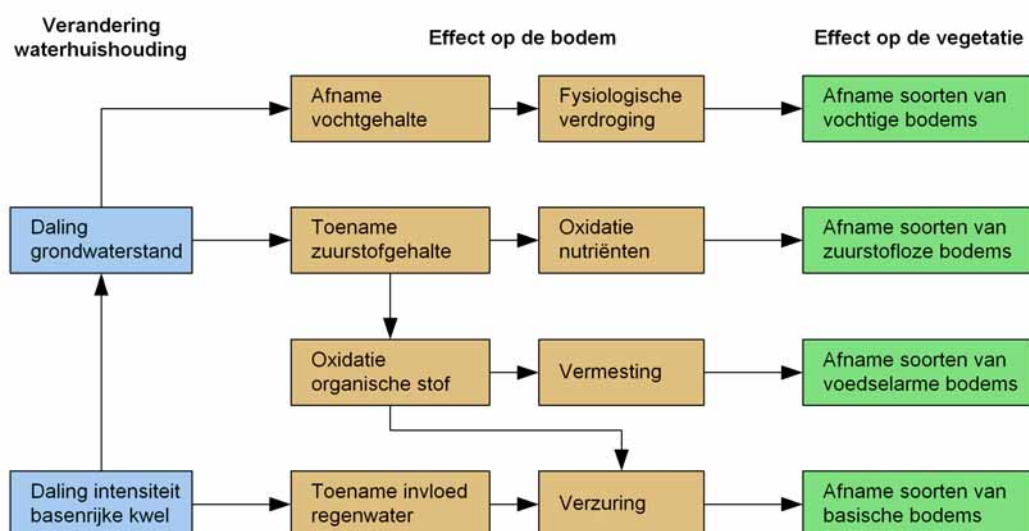
Wat gebeurt er als de grondwaterstand in een natuurgebied daalt? Dan worden bodemprocessen in gang gezet die van invloed zijn op de



Figuur 2. Elzenbroekbos, links vóór verdroging met Dotterbloem, Bittere veldkers en Gele lis in de ondergroei; rechts na verdroging, met een monotone ondergroei van Braam<sup>4</sup>. Braam heeft geprofiteerd van het verhoogde stikstofaanbod in de bodem, en heeft daardoor alle andere soorten weggeconcentreerd.

soortensamenstelling van de vegetatie (Figuur 3). Verlaging van de grondwaterstand kan leiden tot een gebrek aan water in de wortelzone, waardoor planten niet meer maximaal kunnen verdampen en belangrijke celfuncties verstoord worden: verdroging in strikte zin (in Figuur 3 aangegeven als ‘fysiologische verdroging’). Ook kunnen soorten die gebonden zijn aan natte, zuurstofarme bodems verdwijnen doordat voedingsstoffen in een vorm beschikbaar komen die moeilijk of niet opneembaar voor ze is. Bijvoorbeeld stikstof in de geoxideerde vorm van nitraat in plaats van de gereduceerde vorm ammonium (‘oxidatie nutriënten’). Doordat meer zuurstof in de bodem doordringt, wordt organische stof via oxidatie sneller afgebroken. Bij deze afbraak komen voedingsstoffen vrij, waarvan concurrentiekrachtige, snel groeiende soorten (vaak grassen) profiteren. Het resultaat van deze ‘vermesting’ is een verruigde, soortenarme vegetatie (Figuur 2). Bij de afbraak van organische stof komen protonen vrij zodat de pH daalt: de standplaats verzuurt. Verzuring kan ook optreden als de pH niet meer wordt gebufferd door de aanvoer van basenrijk grondwater, bijvoorbeeld in de vorm van kwel. In de wortelzone wordt het basenrijke grondwater dan vervangen door basenarm regenwater.

Van meet af aan hebben terreinbeheerders geprobeerd de verdroging van hun natuurgebieden te bestrijden. In het begin dacht men dat het alleen een kwantiteitsprobleem was: men trachtte het euvel te verhelpen met simpele waterhuishoudkundige maatregelen, bijvoorbeeld door greppels te dichten om regenwater in het gebied te conserveren, of door oppervlaktewater aan te voeren<sup>5</sup>. Deze maatregelen hadden meestal niet het beoogde effect omdat



Figuur 3. Belangrijkste schadelijke effecten van hydrologische veranderingen op natte ecosystemen.



## **Belang van het vakgebied**

Het is belangrijk de hiervoor besproken processen te ontrafelen en te koppelen aan de eisen die planten stellen aan bodem en water. Met een gedegen kennis kunnen we de juiste maatregelen nemen om verdroogde natuurgebieden te herstellen en nieuwe natuur te ontwikkelen.

Zoals u misschien weet, heeft de Overheid zich in 1990 verplicht in Nederland een netwerk van natuurgebieden aan te leggen, de zogenaamde Ecologische Hoofdstructuur (EHS). Daarvoor moet maar liefst 150 000 ha aan landbouwgrond worden omgezet in nieuwe natuur, en dat gaat miljarden euro's kosten. Ik praat niet graag over geld, maar ja, we moeten het niet over de balk gooien. Daarom is het van belang natuurdoelen in de EHS ruimtelijk goed te plannen en vervolgens met een afgestemd beheer te ontwikkelen en te onderhouden. Dat kan niet zonder kennis over de relatie tussen bodem, water en vegetatie.

Europese wetgeving, de Vogel- en Habitatrichtlijn en de Kaderrichtlijn Water, verplichten Nederland om bepaalde natuurdoelen in stand te houden of te ontwikkelen. Om dat naar behoren te kunnen doen is wederom kennis nodig over de relatie tussen water en vegetatie. Ten slotte is kennis nodig om tijdig te kunnen inspelen op de gevolgen van klimaatverandering. Door klimaatverandering zullen we het waterbeheer ten behoeve van de natuur waarschijnlijk anders moeten inrichten. Denk aan het aanleggen van bufferzones rond natuurgebieden, het verhogen van slootpeilen en het verplaatsen van waterwinningen. Wellicht zijn bepaalde natuurdoelen in het nieuwe klimaat onhaalbaar en moeten we nieuwe kiezen. En daar is, wederom, gedegen kennis voor nodig.

Ik wil maar zeggen: mijn vakgebied doet er werkelijk toe.

Kennis over de samenhang tussen grondwater en natuur wordt op vele plaatsen ontwikkeld, in Nederland onder andere door mijn werkgever Kiwa Water Research in Nieuwegein, door Alterra in Wageningen en door de universiteiten van Amsterdam, Groningen, Nijmegen, Utrecht en Wageningen. Met de hulp van collega's, promovendi en studenten wil ik daar het mijne aan bijdragen. Er zijn twee thema's die ik tijdens mijn hoogleraarschap van plan ben aan te pakken: het eerste thema is 'heterogeniteit en schaal' en het tweede 'klimaatsbestendige voorspellingsmodellen'. Beide thema's zal ik hier toelichten.



## Onderzoeksthema 1: heterogeniteit en schaal

### Kwel en heterogeniteit

Het probleem van heterogeniteit kan mooi worden geïllustreerd aan de hand van kwelgevoede ecosystemen. Door waarnemingen in het veld weten ecologen dat soortenrijke ecosystemen, zoals blauwgraslanden en trilvenen, dikwijls voorkomen op plaatsen in het landschap waar grondwater naar boven stroomt en als kwelwater aan het maaiveld uittreedt<sup>6,7,11</sup>. Deze ecosystemen zijn gebonden aan de aanvoer van basenrijk en schoon grondwater. De aanvoer zorgt voor een stabiele grondwaterstand en een buffering van de zuurgraad in het wortelmilieu. Kwelafhankelijke ecosystemen (maar ook ecosystemen die worden gevoed door kwelwaterachtig oppervlaktewater) zijn de Nederlandse kroonjuwelen van biodiversiteit: op soms enkele vierkante meters struikelt men over bedreigde plantensoorten die op de Rode lijst<sup>12</sup> staan (Figuur 5). Wegens de intrigerend hoge biodiversiteit, vormen kwelafhankelijke natuurgebieden en laagveengebieden met aanvoer van kwelwaterachtig oppervlaktewater, het onderwerp van menig proefschrift<sup>7,10,13-19</sup>.

U zult misschien denken, ‘na al dat onderzoek weten die knappe koppen het toch zeker wel?’, maar helaas voor u, belastingbetaler, en gelukkig voor mij, naar wie uw penningen toestromen, er valt nog van alles aan te onderzoeken. En het gaat dan niet om nog meer detaillering van hetzelfde, maar om de beantwoording van vragen die van wezenlijk belang zijn voor het beheer van kwelafhankelijke natuur.

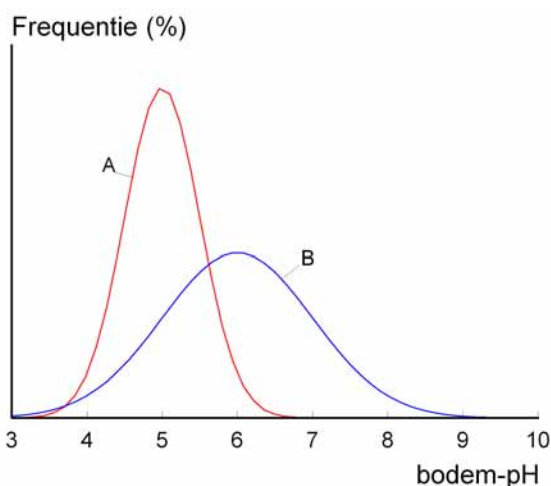
Een van de verklaringen voor de hoge soortenrijkdom is dat er in kwelgebieden sprake is van een verticale gelaagdheid in waterkwaliteit.



Figuur 5. Blauwgrasland met Spaanse ruiters en Gevlekte orchis in bloei<sup>20</sup>.

Boven in de bodem domineert regenachtig water, dat voedselarm en zuur is ( $\text{pH} < 4.5$  is een heel gewone waarde), en bijvoorbeeld enkele decimeters lager is er sprake basenrijk water, dat neutraal tot basisch is (bijv.  $\text{pH} > 6.5$ ) en voedselrijker (Figuur 6). Door verschillen in worteldiepte kunnen soorten van zeer verschillende milieus in een fijn patroon door elkaar heen groeien. Ronde zonnedauw, bijvoorbeeld, moet het met zijn ondiepe wortels hebben van het voedselarme bovenste water. Deze plant is niet voor niets een vleeseter. En vlak daarnaast staat dan Riet, dat profiteert van het diepere basenrijke water. Door kleine verschillen in maaiveldhoogte, treedt ook nog eens heterogeniteit in het horizontale vlak op.

De verdroging van Nederland heeft gezorgd voor een enorme achteruitgang van kwelafhankelijke ecosystemen. Zo is er nog maar 25 ha over van de vele tienduizenden hectare blauwgrasland die Nederland in de eerste helft van de twintigste eeuw rijk was. Om ecosystemen tegen te lage grondwaterstanden te beschermen hebben natuurbeheerders vaak peilen in de sloten opgezet en greppeltjes gedicht. Het gevolg van deze maatregelen is echter dat regenwater slechter wordt afgevoerd en de kwelintensiteit naar het reservaat vermindert<sup>5,21</sup>. Daardoor ontstaat er onder de kwelafhankelijke vegetatie een regenwaterlens: een waterlichaam met een chemische samenstelling die lijkt op die van regenwater, drijvend op het basenrijke kwelwater<sup>10,22-24</sup>. De vegetatie verdroogt dan niet, maar verzuurt (Figuur 7): planten als Veenpluis en Veenmos verdringen de beoogde kwelafhankelijke soorten.

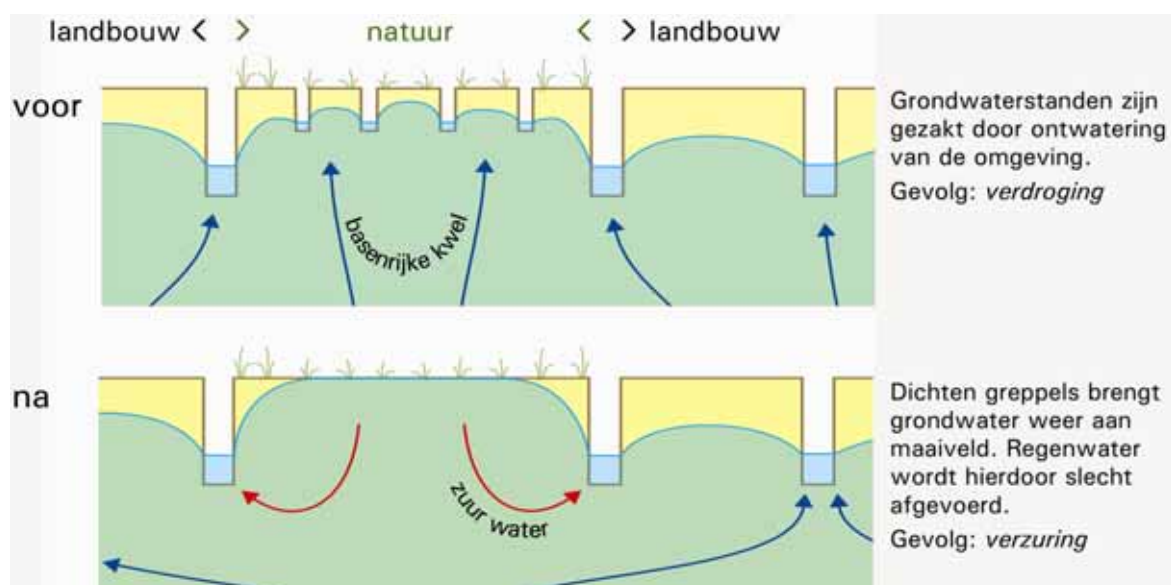


Figuur 6. Effect van het monstervolume, in een kwelmilieu, op het empirische verband tussen bodem-pH en de frequentie van voorkomen van een zuurminnende soort (Ronde zonnedauw): (A) ontleend aan een nauwgezet onderzoeker die de pH dicht bij de plantenwortels mat, (B) afgeleid door een landschapsecoloog die gehomogeniseerde bodemonsters van 40 cm dik analyseerde. Hoewel curve A beter weergeeft wat de soort aan zijn wortels 'ervaart', sluit curve B beter aan bij gangbare bodemchemische modellen.



Ondanks al het onderzoek en enkele pogingen vorm en dynamiek van neerslaglenzen te modelleren<sup>25-29</sup>, weten we nog steeds niet hoeveel kwel nodig is om een hoge soortenrijkdom in stand te houden: per vierkante meter bodemoppervlak een deciliter per dag, twee liter per dag, wie zal het zeggen? Te weinig kwel zorgt voor het ontstaan van een ongewenste regenwaterlens, te veel kwel echter, vult alle heterogeniteit in waterkwaliteit uit. Ook weten we nog onvoldoende hoe de zuurgraad in de wortelzone wordt gestuurd door de aanvoer van zowel basenrijk kwelwater als basenarm regenwater; in alle modelstudies is tot nu toe alleen een tracer gemodelleerd. Ten slotte weten we niet hoe we de uitkomsten van regionale grondwatermodellen ruimtelijk moeten neerschalen naar een ecologisch relevant niveau. Een berekende kwelintensiteit in een rekencel van bijvoorbeeld 100×100 meter: wat betekent dat voor een blauwgraslandje van een 50 m<sup>2</sup>, en wat voor die enkele basenminnende soorten (Parnassia, Vetblad), binnen dat graslandje?

Deze kennis is van groot belang om via het waterbeheer de verdroging te bestrijden en negatieve effecten van klimaatverandering tegen te gaan. Denk aan het graven van greppels, het aanleggen van bufferzones, of het reguleren van het oppervlaktewaterpeil. Gijsbert Cirkel, een collega van mij bij Kiwa WR, wil op kwelafhankelijke ecosystemen promoveren<sup>30</sup>. Hij heeft hiervoor een uitstekende achtergrond met zijn expertise op het gebied van hydrologische en bodemchemische modellen en zijn ervaring met het modelleren van neerslaglenzen, opgedaan in zijn afstudeeronderzoek<sup>25</sup>.

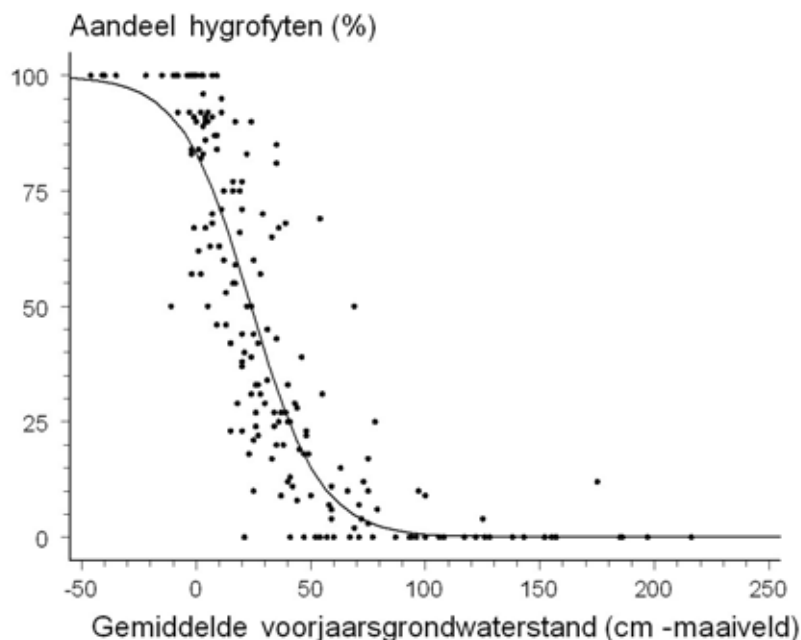


Figuur 7. Verdrogen of verzuren? Greppeltjes dichtgooien in een verdroogd kwelafhankelijk natuurgebied leidt niet alleen tot vernatting, maar ook tot het wegdrukken van de gewenste basenrijke kwelstroom naar de omgeving.

### Variatie in de tijd

Een tweede onderwerp binnen het thema 'schaal en heterogeniteit', is heterogeniteit in de tijd, ofwel: temporele variatie. Ecologen die willen weten welke eisen de vegetatie stelt aan zijn groeiplaats, doen dat meestal door in het veld meetgegevens te verzamelen. Dat leidt dan tot empirische betrekkingen, bijvoorbeeld tussen de gemiddelde grondwaterstand in het voorjaar en het percentage hygropyten, dat zijn soorten van natte bodems, in de vegetatie (Figuur 8). Net als de zuurgraad, het stikstofgehalte en vele andere milieufactoren, is de grondwaterstand echter niet constant in de tijd, maar wisselt hij voortdurend (Figuur 9). Dat komt vooral door variaties in weersgesteldheid binnen en tussen jaren, maar ook door wisselingen in slootpeilen en in hoeveelheden opgepompt grondwater.

Voor het berekenen van een betrouwbaar gemiddelde voor de grondwaterstand, blijkt een meetreeks nodig te zijn van maar liefst 30 jaar aan tweewekelijkse waarnemingen<sup>31</sup>. Zulke lange reeksen worden zelden verzameld, en zeker niet in het kader van een promotieonderzoek, waarbij er na vier jaar 'een boekje' moet liggen. Onderzoek wordt dus bijna altijd verricht aan te korte meetreeksen. Dat betekent echter dat empirische verbanden die zijn ontleend aan zulke reeksen, systematische afwijkingen van het gemiddelde kunnen vertonen, afwijkingen die samenhangen met de

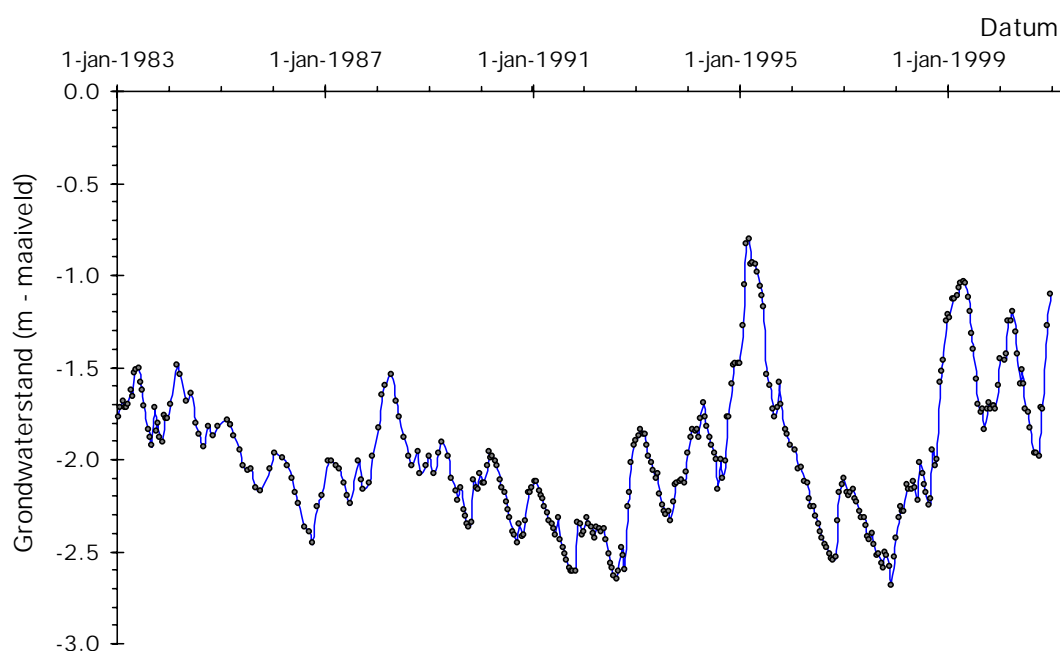


Figuur 8. Empirisch verband tussen de gemiddelde grondwaterstand in het voorjaar en het aandeel soorten van natte bodems (hygropyten) in de vegetatie<sup>32</sup>. Ieder punt correspondeert met een vegetatieopname waar de grondwaterstand gedurende een aantal jaren om de twee weken is gemeten.

toevallige weersomstandigheden tijdens de meetcampagne. Dat is bijzonder onhandig, want zulke verbanden zijn daardoor niet algemeen toepasbaar, bijvoorbeeld in voorspellingsmodellen.

Een hiermee samenhangend probleem is dat soorten niet meteen reageren op veranderingen in hun groeiplaats. Het is bij ecologen bekend dat veranderingen in de groeiplaats vaak pas na vele jaren tot uitdrukking komen in de vegetatie. Dit verschijnsel staat bekend onder de term 'naijling'. Vooral geofyten, dat zijn soorten met wortelstokken en wortelknollen, blijven lang op hun plaats. Wanneer men het voorkomen van een plant in verband wil brengen met veldmetingen, moet men er zeker van zijn dat die plant in evenwicht verkeert met zijn groeiplaats en daar niet staat na te ijlen, als een relict uit betere tijden. Maar hoe valt op te maken of een vegetatie in evenwicht verkeert met zijn groeiplaats? Er is niemand die daar een hard criterium voor heeft.

Promovendus Ruud Bartholomeus buigt zich over deze problemen<sup>33</sup>. Relatief korte reeksen van tweewekelijks gemeten grondwaterstanden heeft hij verlengd tot reeksen van 30 jaar, en verdicht tot dagwaarden<sup>34</sup>. Daarvoor maakte hij gebruik van het fysisch-statistische model Menyanthes, dat Kiwa WR heeft ontwikkeld in samenwerking met de Technische Universiteit Delft<sup>35</sup>. Wat hem nu te doen staat is het zoeken van geschikte manieren om de grondwaterstand en andere hydrologische grootheden, zoals het vochttekort dat planten ondervinden in de zomer, te wegen in de tijd. Deze weging is

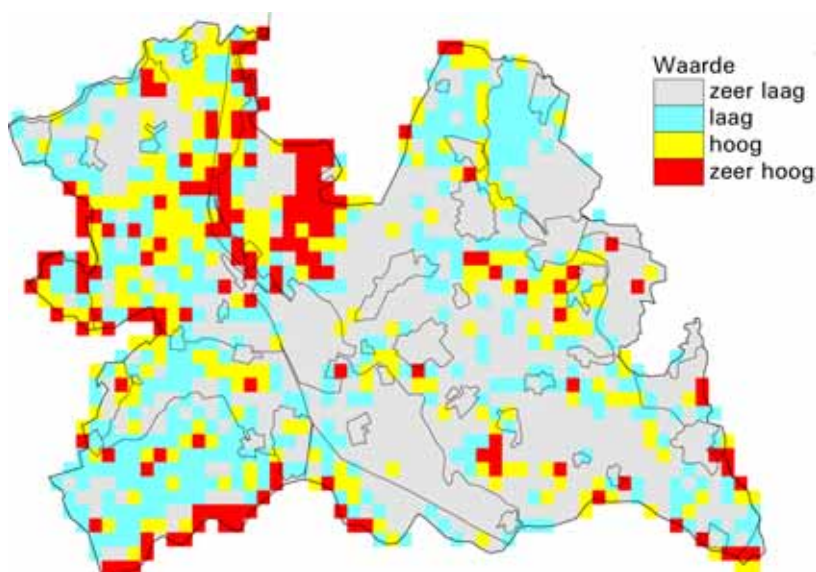


Figuur 9. Voorbeeld van een tijdreeks van een tweewekelijks gemeten grondwaterstand. De grote fluctuaties zijn het gevolg van variaties in het weer.

nodig om rekening te houden met het feit dat een grondwaterstand van bijvoorbeeld 20 jaar geleden, in veel mindere mate wordt weerspiegeld in de huidige soortensamenstelling van de vegetatie, dan een grondwaterstand van een jaar geleden. Bij de weging zal onderscheid worden gemaakt tussen een aantal functionele groepen van plantensoorten, bijvoorbeeld éénjarigen, die snel reageren, en geofyten, die een trage respons vertonen. Ook kunnen extreme omstandigheden, zoals een zeer droge zomer, extra zwaar worden gewogen. Het aldus in de tijd wegen van hydrologische grootheden, is de aangewezen methode om het probleem van naijlen op te heffen. Ook zal het, in ieder geval gedeeltelijk, een oplossing zijn voor meetreeksen die te kort zijn.

### Schaal en zeldzaamheid

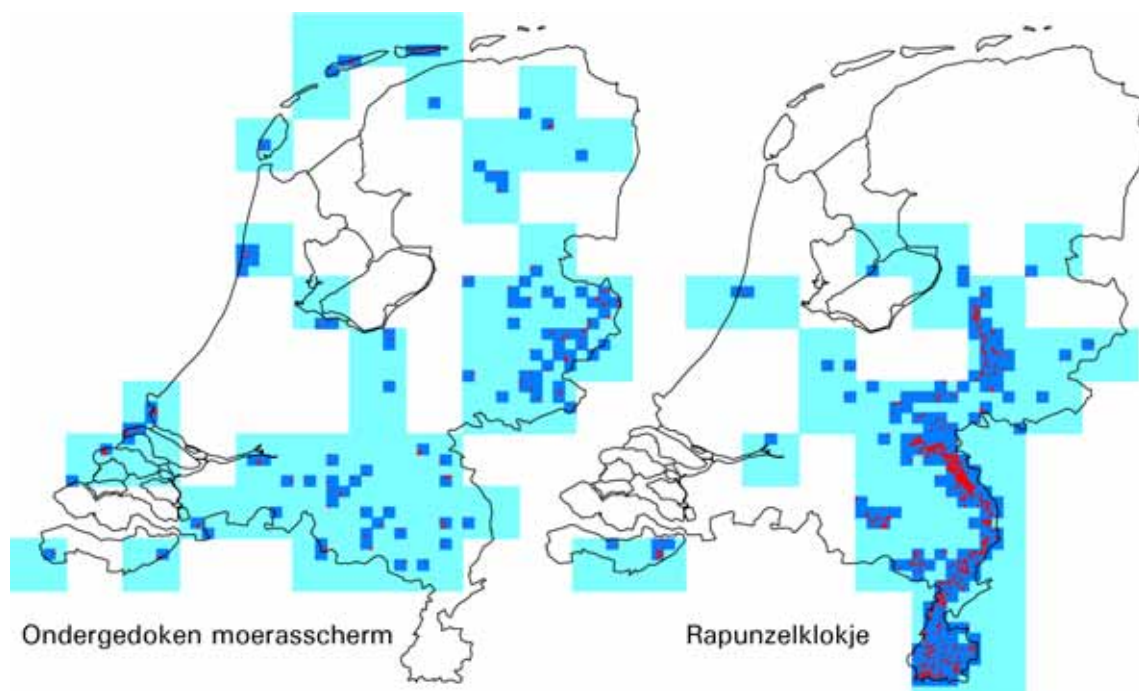
In het verleden heb ik me vaak beziggehouden met de waardering van biodiversiteit<sup>36-40</sup>, en als het mij is toegestaan wil ik dat blijven doen (Figuur 10). Want hier draait het allemaal om: met mijn onderzoek wil ik kennis aandragen die nodig is om, via het waterbeheer, de biodiversiteitswaarde van gebieden te verhogen. Zoals een boer via drainagemiddelen zoveel mogelijk aardappelen van zijn land probeert te krijgen, zo wil ik dat er via het waterbeheer zoveel mogelijk biodiversiteitswaarde in natuurterreinen wordt 'geproduceerd'. Bij die waarde gaat het niet zozeer om soortenrijkdom, maar meer om de rijkdom aan zeldzame soorten. Het zijn vooral de zeldzame soorten die in aanmerking komen voor bescherming, omdat zij het eerst dreigen uit te sterven.



Figuur 10. Biodiversiteitswaarde van de vegetatie in de provincie Utrecht, berekend op basis van vijf criteria: nationale zeldzaamheid, internationale zeldzaamheid, soortenrijkdom en rijkdom aan ecosystemen<sup>36,37</sup>.

De zeldzaamheid van een soort kun je vaststellen door te turven hoe vaak hij in een gebied voorkomt. Meestal baseert men de zeldzaamheid op het aantal hokken dat een soort inneemt op een nationaal waarnemingsraster. Zo zijn van de vaatplanten van Nederland tellingen bekend in een raster met hokken van 1×1 kilometer. Waarnemingen uit de eerste helft van de twintigste eeuw zijn echter opgeslagen in hokken van 1.04×1.25 km, terwijl het buitenland vaak rasters heeft met een veel grovere resolutie. In Duitsland bijvoorbeeld, meten de hokken van het nationale raster maar liefst 11×11 km.

De resolutie van het raster is echter van invloed op de selectie en waardering van soorten die voor bescherming in aanmerking komen. Met de resolutie kan de volgorde in de zeldzaamheid der soorten veranderen doordat soorten verschillende verspreidingspatronen kennen. Zo lijken zeldzame soorten met een diffuus verspreidingspatroon, met een grof raster veel algemener dan ze in 'werkelijkheid' zijn (Figuur 11). Ook kunnen verschillen in de resoluties van rasters zorgen voor verschillen in het aantal soorten dat volgens de internationale criteria op een Rode lijst terechtkomt. In de praktijk wordt echter nauwelijks of geen rekening gehouden met dit schaalaspect.



Figuur 11. Verspreiding van twee soorten, weergegeven in hokken van 1 km (rood), 5 km (lichtblauw) and 25 km (donkerblauw)<sup>41</sup>. Ondergedoken moerasscherm (links) komt in 171 hokken van 1 km voor, 89 hokken van 5 km en 26 van 25 km. Bij Rapunzelklokje zijn deze aantallen achtereenvolgens 602, 142 en 20. Bij de grove resolutie van 25 km is Rapunzelklokje dus het zeldzaamst, terwijl Ondergedoken moerasscherm het zeldzaamst is bij de fijnere resolutie van 5 en vooral 1 km.

De relatie tussen schaal en zeldzaamheid (en mate van bedreiging) heb ik in het verleden onderzocht met behulp van het nationale florabestand FLORBASE<sup>41</sup>. Resultaten van mijn analyse werden gebruikt voor het kwantificeren van de waarde van natuur en voor de samenstelling van de Rode lijst van Nederlandse vaatplanten<sup>12,42</sup>. Belangrijk vraagstuk daarbij was hoe tellingen in een grof raster op een wiskundig juiste manier kunnen worden neergeschaald naar een raster met een fijnere resolutie. Dat vraagstuk, waar meerdere onderzoekers het afgelopen decennium op hebben zitten broeden<sup>43-47</sup>, is nog verre van opgelost.

## **Onderzoeksthema 2: klimaatsbestendige voorspellingsmodellen**

Ik ben nu bij mijn tweede onderzoeksthema aangekomen, waarin ik de relatie tussen klimaatverandering en vegetatie wil onderzoeken en klimaatbestendige voorspellingsmodellen wil bouwen.

Op een enkeling na zijn de klimaatdeskundigen het er onderhand wel over eens: door de enorme menselijke uitstoot van broeikasgassen, en dan vooral koolzuurgas, zal het klimaat op aarde veranderen. Er heerst nog veel onzekerheid over de vraag in welke mate, maar de richting is duidelijk: het gaat warmer worden en extreme weerscondities, zoals grote droogte en hevige regenval, zullen toenemen. Voor Nederland heeft het KNMI vier mogelijke scenario's voor het jaar 2050 gepresenteerd, die alle even waarschijnlijk worden geacht<sup>48</sup>. In het meest dramatische geval<sup>49</sup> stijgt in de zomermaanden de temperatuur met bijna 3 °C, daalt de neerslaghoeveelheid met 19% en stijgt de potentiële verdamping met 15%. De zomer wordt dan veel en veel droger dan we nu gewend zijn. In alle scenario's stijgt de hoeveelheid neerslag in de winter, vooral in de vorm van hevige neerslagbuien.

Elk nadeel heeft zijn voordeel, want de door mensen opgewekte klimaatverandering heeft een grote impuls gegeven aan het ecologisch onderzoek. Het dwingt onderzoekers grondiger te zoeken naar processen in de natuur die er werkelijk toe doen, en in hun modellen rekening te houden met terugkoppelingsprocessen in het systeem van bodem, water en vegetatie.

Van correlatief naar causaal

Processen die er werkelijk toe doen. Veel van de door ecologen gebruikte verbanden tussen bodem, water en vegetatie hebben een sterk correlatief, en dus indirect karakter. In de praktijk hebben dergelijke verbanden zeker hun nut bewezen, maar nu het klimaat verandert, zullen we op zoek moeten naar meer oorzakelijke verbanden.



Een voorbeeld van een indirect verband is de eerder besproken relatie tussen gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand en het aandeel hygrofyt in de vegetatie (Figuur 8). Een dergelijk verband, wat zegt dat strak nog als het voorjaar gedefinieerd is als 1 april? Planten hebben niets met een door de mensen geconstrueerde kalender te maken, voor hen begint het voorjaar in de toekomst misschien al op 1 januari. De grondwaterstand in het voorjaar is bovendien een zeer indirecte maat voor datgene waar het de planten werkelijk om gaat, en dat is de beschikbaarheid in het wortelmilieu van zowel voldoende zuurstof om te kunnen ademen, als voldoende vocht om te kunnen transpireren.

Wanneer het klimaat verandert zijn indirecte verbanden, en daarmee alle voorspellingsmodellen waarin die zijn opgenomen, waardeloos geworden. We moeten daarom op zoek naar meer oorzakelijke relaties in de natuur. Door mij en mijn collega's, vooral Han Runhaar, is enig onderzoek verricht naar oorzakelijke verbanden tussen grondwater, bodemvocht en vegetatie<sup>32,50</sup>. Dit werk wordt nu voortgezet door de al genoemde promovendus Ruud Bartholomeus. Hij heeft een computermodel gebouwd dat het zuurstoftransport naar de wortelzone simuleert, en dit in verband brengt met de voor wortelademhaling benodigde zuurstofvraag, die vooral in de zomer hoog is<sup>51</sup>. Tevens zal hij voor een groot aantal veldlocaties berekenen hoeveel water de planten tot hun beschikking hebben voor hun transpiratie. De verwachting is dat relaties tussen de vegetatie en deze zuurstof- en vochthoeveelheden, robuust en dus klimaatbestendig zullen zijn.

Op een vergelijkbare wijze doet promovenda Jenny Ordoñez onderzoek naar klimaatbestendige verbanden tussen bodemnutriënten of gerelateerde factoren (zoals N-mineralisatie en C:N-verhouding in de bodem) en de vegetatie<sup>52,53</sup>.

### Terugkoppelingsprocessen

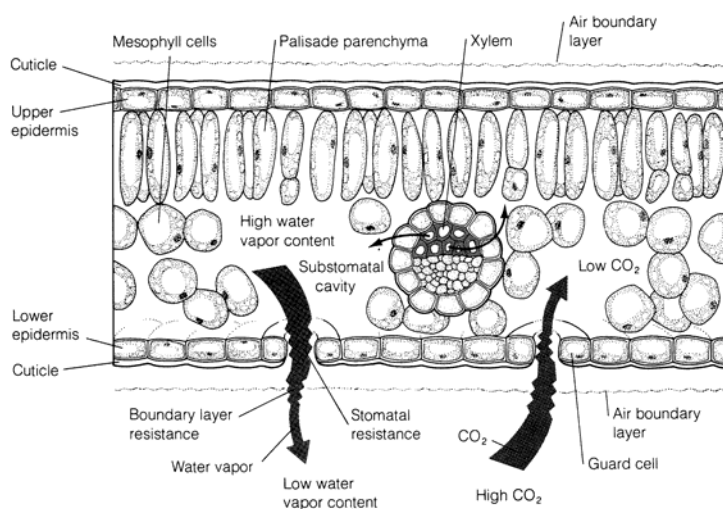
In de landschapsecologie gaat men er meestal van uit dat de vegetatie te voorspellen is op basis van de huidige bodemkundige en waterhuishoudkundige terreingesteldheid. Op bijvoorbeeld een veldpodzolbodem in een infiltratiegebied en bij een voorjaarsgrondwaterstand van ten laagste enkele decimeters beneden maaiveld, hoort een natte-heidevegetatie. Zulke praktische kennis zit in de huidige modellen en die kennis is ontleend aan veldwaarnemingen.

Bij klimaatverandering hebben we het echter over voorspellingen met een lange tijdshorizon, bijvoorbeeld 50 of 100 jaar. En op de lange termijn is de bodem geen constante, maar veranderen bodemfysische en bodemchemische

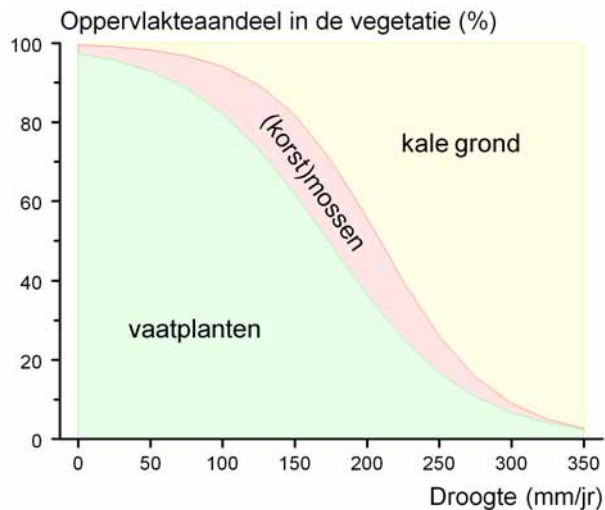
eigenschappen onder invloed van de vegetatie, die op zijn beurt weer mee verandert. Bodem, water en vegetatie vormen samen een eenheid in de successie, de een kan niet beschouwd worden zonder de ander. In enkele modellen wordt met terugkoppelingsprocessen al in zekere mate rekening gehouden<sup>54</sup>, maar deze modellen hebben vooral als functie de natuur wetenschappelijk te doorgronden, niet om op een betrouwbare wijze biodiversiteit te voorspellen.

Promovendus Bob Douma zal de komende jaren modelmatig onderzoek doen aan de belangrijkste terugkoppelingsprocessen<sup>52</sup>. Een van die processen is de ophoping van organische stof in de loop der tijd, waardoor de beschikbaarheid van nutriënten en bodemvocht toenemen zodat de biomassaproductie van de vegetatie stijgt. Een ander terugkoppelingsproces is dat planten bij een hogere CO<sub>2</sub>-concentratie zuiniger omgaan met water: ze transpireren minder doordat eerder aan hun koolstofbehoefte is voldaan zodat ze hun huidmondjes langer kunnen sluiten (Figuur 12). De toename van de verdamping door temperatuurstijging wordt daardoor getemperd: volgens de laatste inzichten compenseert een verdubbeling van de CO<sub>2</sub>-concentratie een temperatuurstijging van 1 °C<sup>55,56</sup>.

Een onlangs door Kiwa WR gekwantificeerd fenomeen is dat de vegetatie zich aan droogte kan aanpassen door meer kale grond te vormen en door het aandeel mossen en korstmossen te laten toenemen<sup>57</sup> (Figuur 13). Kale grond en mossen en korstmossen (beide planten zonder wortels), verdampen weinig, zodat er meer water overblijft voor de wortelende vaatplanten.



Figuur 12. Opname van CO<sub>2</sub> en afgifte van water door een blad<sup>58</sup>. Planten nemen CO<sub>2</sub> op via diffusie door hun huidmondjes. Tegelijkertijd diffunderen watermoleculen uit het blad, via de huidmondjes, naar de atmosfeer: transpiratie.



Figuur 13. Verband tussen de droogtegraad van de bodem en het aandeel in de vegetatie aan vaatplanten, korstmossen en mossen, en kale grond<sup>57</sup>.

### Integratie van kennis: voorspellingsmodellen

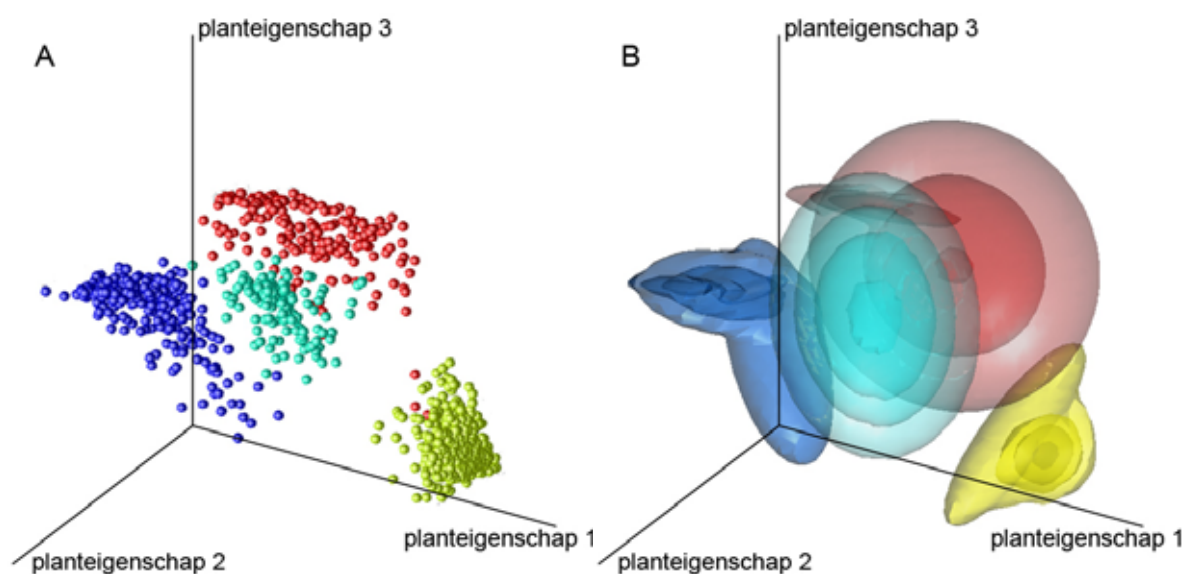
Mijn werkgever, Kiwa WR, heeft een vooraanstaande positie op het gebied van modellen die voorspellen hoe de vegetatie reageert op veranderingen in het waterbeheer<sup>59-62</sup>. Zo is onlangs voor de duinen het model PROBE ontwikkeld<sup>62</sup> dat is gebruikt voor een milieueffectrapportage in de Amsterdamse Waterleidingduinen<sup>63</sup>. Op basis van de modeluitkomsten zijn in dit natuurgebied maatregelen genomen om vegetaties van natte duinvalleien te herstellen, zoals het opzetten van kanaalpeilen en het lokaal plaggen van de bodem. De verwachting is dat dit leidt tot het herstel van zeldzame en bedreigde soorten, zoals *Parnassia* en *Teer guichelheil*.

PROBE is echter niet klimaatbestendig omdat het gebaseerd is op indirecte relaties tussen grondwater en vegetatie en omdat belangrijke terugkoppelingsprocessen in het model ontbreken. Dat geldt ook voor alle andere ecologische modellen die momenteel door waterbeheerders en beleidsmakers worden gebruikt. We kunnen dus niet voorspellen wat de effecten van klimaatverandering zullen zijn, en hoe we daar met het waterbeheer op moeten inspelen.

De afdeling Systeemecologie van de VU en Kiwa WR werken echter hard aan een model dat wél klimaatbestendig is en waarin de resultaten van het onderzoek dat ik hiervoor heb besproken, zijn verwerkt. Dit model zal berekenen hoe veranderingen in klimaat, bodem en water doorwerken op planteigenschappen. Bij planteigenschappen moet u denken aan zaken als planthoogte, worteldiepte, biomassagroei, verhouding tussen bladoppervlak en bladmassa, en de verhouding tussen stikstof en fosfor in bladeren<sup>64</sup>.

Internationaal wordt er momenteel volop onderzoek gedaan aan planteigenschappen en de afdeling Systeemecologie speelt in dit onderzoek een toonaangevende rol. Dat treft. De reden dat we voorspellen via planteigenschappen is dat er een oorzakelijk verband verondersteld mag worden tussen groeiplaatsfactoren en planteigenschappen, bijvoorbeeld tussen de mineralisatiesnelheid van de bodem en de biomassagroei van de vegetatie. Wegens die oorzakelijkheid zijn relaties met planteigenschappen robuust: bruikbaar onder verschillende omstandigheden, zoals een ander klimaat<sup>65</sup>. Dat geldt niet voor verbanden tussen groeiplaatsfactoren en individuele plantensoorten of vegetatietypen. Zulke verbanden bevatten weinig causaliteit, zijn vooral correlatief en daardoor gevoelig voor de subjectieve en selectieve wijze waarop de achterliggende veldgegevens zijn verzameld<sup>66,67</sup>.

Relaties met planteigenschappen moge robuuster zijn, dit zijn geen eenheden waarmee beleidsmakers of terreinbeheerders uit de voeten kunnen. Die willen graag de resultaten van een model gepresenteerd zien in een kaart met de voorspelde vegetatie. Samen met Paul Torfs en Raf Wójcik van Wageningen Universiteit heb ik daarom een methode ontwikkeld om de kans op voorkomen van vegetatietypen te voorspellen als functie van planteigenschappen (Figuur 14)<sup>68</sup>.



Figuur 14. (A) 3D-plot van vegetatieopnamen (bollen) in relatie tot hun gemiddelde planteigenschappen. Kleuren corresponderen met verschillende vegetatietypen. (B) voor iedere vegetatietype is een dichtheidsfunctie gefit door de waarnemingspunten uit A. Figuur B geeft per type verschillende dichtheidsoppervlakten aan. Deze functies worden gebruikt om voor een combinatie van planteigenschappen, de kansen op het voorkomen van vegetatietypen te berekenen<sup>68</sup>.

Voor het voeden en toetsen van modellen is ruimtelijke informatie onmisbaar. Met Lammert Kooistra van het Centrum voor Geoinformatie uit Wageningen, werk ik nu aan een methode om via remote sensing beelden zowel planteigenschappen als vegetatietypen vlakdekkend te karteren. We hopen dit jaar een publicatie over deze veelbelovende methode te kunnen schrijven.

## **Dankbetuiging**

Ik ben nu aan het slot van mijn rede beland, waarin ik als eerste mijn werkgever Kiwa WR wil bedanken, omdat deze mijn leerstoel mogelijk heeft gemaakt. Vooral Arthur Meuleman en Peter Hesen hebben zich voor mijn benoeming ingezet. Voor een onderzoeker is Kiwa WR een geweldig instituut: een platte organisatie met goed gekwalificeerde en zeer gemotiveerde medewerkers. Een organisatie ook, die verder kijkt dan de waan van de dag, maar investeert in langetermijnonderzoek door hoogleraren aan te stellen. Met mijn dankbetuiging aan Kiwa WR, spreek ik natuurlijk ook mijn grote waardering uit voor de drinkwaterbedrijven. Die vinden het niet alleen belangrijk dat er, nu en in de toekomst, voldoende water van een uitstekende kwaliteit uit de kraan komt, zij zijn ook hoeders van de natuur in hun terreinen.

Uit de grond van mijn hart dank ik het College van bestuur en het bestuur van de Faculteit Aard- en Levenswetenschappen van de Vrije Universiteit voor het in mij gestelde vertrouwen. Vooral Rien Aerts, hoofd van de afdeling Systeemecologie, heeft zich voor mijn aanstelling ingezet. Maar ook mijn voormalige hoogleraar Reinder Feddes wil ik hier noemen: dankzij zijn bemiddeling is de overgang van Wageningen Universiteit naar zowel Kiwa WR als de VU, goed verlopen.

Het in mij gestelde vertrouwen zal ik niet beschamen, want ik ben vol enthousiasme en optimisme over een vruchtbare samenwerking tussen VU en Kiwa WR. Die gemoedstoestand is mij niet bij geboorte gegeven, maar in dit geval ontstaan door ervaring bij het samen met Peter van Bodegom en Rien Aerts opzetten van nieuw onderzoek en het begeleiden van promovendi.

Ten slotte wil ik mijn gezin dank zeggen: Johanneke, Charlotte, Maria en Eva. Door een goede thuisbasis heb ik mij in mijn werk kunnen ontwikkelen. Soms ben ik met mijn gedachten teveel bij het werk, maar gelukkig weten jullie telkens weer de wetenschappelijke nevel rond mijn hoofd te verdrijven door gewoon aandacht te eisen.

De komende jaren zal ik voortbouwen op wat ik al begonnen ben: onderzoek opzetten dat voor zowel Kiwa WR als de VU relevant is, studenten en

promovendi begeleiden, publiceren. Niet alleen samen met collega's van VU en Kiwa WR, maar ook met Sjoerd van der Zee, Jos van Dam en andere onderzoekers.

In mijn werk word ik gedreven door nieuwsgierigheid, ambitie, plezier in collega's en nog veel meer wat ik u allemaal niet ga vertellen. Daar kom ik de dag goed mee door. De grondtoon is echter, zij het veelal met een lage amplitude, mijn liefde voor water en natuur gebleven. Die liefde sluit goed aan bij de zorg voor de schepping die deze universiteit hoog in haar vaandel heeft staan.

Ik heb gezegd.





## Referenties

1. Van Amstel, A.R., L.C. Braat, A.C. Garritsen, C.R. van Gool, N. Gremmen, C.L.G. Groen, H.L.M. Rolf, J. Runhaar & J. Wiertz, 1989. *Verdroging van natuur en landschap in Nederland*. Ministerie van V&W, Lelystad.
2. Runhaar, J., 1999. *Impact of hydrological changes on nature conservation areas in the Netherlands*. Proefschrift Universiteit Leiden.
3. Wijffels, H.H.F., 2005. *Natuurbescherming in de 21e eeuw: oriëntaties en keuzen*. Westhoff-lezing 11 mei 2005.
4. Foto's van J.H.J. Schaminée (links) en A.H.F. Stortelder (rechts).
5. Een mooi voorbeeld is: Zeeman, W.P.C., 1986. *Application in Land, Nature and Water Management: The Reitma a case study*. In: J.C. Hooghart (ed.): *Water Management in relation to nature, forestry and landscape management*. Proc. and Inf. CHO-TNO 34, The Hague, p. 117-126.
6. Both, J.C. & G. van Wirdum, 1981. *Waterhuishouding, bodem en vegetatie: basisrapport ten behoeve van de commissie bestudering waterhuishouding Gelderland*. Provincie Gelderland, Arnhem.
7. Grootjans, A.P., 1985. *Changes of groundwater regime in wet meadows*. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
8. Kemmers, R.H., 1986. *Perspectives in modelling of processes in the root zone of spontaneous vegetation at wet and damp sites in relation to regional water management*. Proc. and Inf. CHO-TNO 34, The Hague, p. 91-116.
9. Van Wirdum, G., 1979. *Dynamic aspects of trophic gradients in a mire complex*. Proc. and Inf. CHO-TNO 25, The Hague, p. 66-82.
10. Van Wirdum, G., 1991. *Vegetation and hydrology of floating rich-fens*. Proefschrift Universiteit van Amsterdam.
11. Klijn, F. & J.P.M. Witte, 1999. Eco-hydrology: Groundwater flow and site factors in plant ecology. *Hydrogeology Journal* 7: 65-77.
12. Van der Meijden, R., B. Odé, C.L.G. Groen & J.P.M. Witte, 2000. Bedreigde en kwetsbare vaatplanten in Nederland. *Gorteria* 26: 85-208.
13. Barendregt, A., 1993. *Hydro-ecology of the Dutch polder landscape*. Proefschrift Universiteit Utrecht.
14. De Mars, H., 1996. *Chemical and physical dynamics of fen hydro-ecology*. Proefschrift Universiteit Utrecht.
15. Jansen, A.J.M., 2000. *Hydrology and restoration of wet heathland and fen meadow communities*. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
16. Koerselman, W., 1989. *Hydrology and nutrient budgets of fens in an agricultural landscape*. Proefschrift Universiteit Utrecht.
17. Meuleman, A.F.M., 1999. *Performance of treatment wetlands*. Proefschrift Universiteit Utrecht.
18. Sival, F.P., 1997. *Dune soil acidification threatening rare plant species*. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
19. Van Diggelen, R., 1998. *Moving gradients: assessing restoration prospects of degraded brook valleys*. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
20. Foto: R. Knol.
21. Van der Schaaf, S., 1998. Balanceren tussen kwel en wegzijging: hydrologisch beheer bij het herstel van soortenrijke natte graslanden. *Landschap* 15(2): 87-97.
22. Bootsma, M.C., T. van de Broek, A. Barendregt & B. Beltman, 2002. Rehabilitation of acidified floating fens by addition of buffered surface water. *Restoration ecology* 10: 112-121.
23. Grootjans, A.P., R. van Diggelen, M.J. Wassen & W.A. Wiersinga, 1988. The effects of drainage on groundwater quality and plant species distribution in stream valley meadows. *Vegetatio* 75: 37-48.
24. Wassen, M.J., A. Barendregt, M.C. Bootsma & P.P. Schot, 1989. Groundwater chemistry and vegetation of gradients from rich fen to poor fen in the Naardermeer (the Netherlands). *Vegetatio* 79: 117-132.

25. Cirkel, D.G., 2003. *Neerslaglenzen in natte natuurgebieden, een modelstudie naar vorm en functioneren van neerslaglenzen in blauwgraslanden en trilvenen*. Afstudeerscriptie Wageningen Universiteit.
26. Maas, K., 2001. Kwelvensters onder gebouwen en in het vrije veld. *Stromingen* 7(4): 15-31.
27. Poot, A. & P. Schot, 2000. Neerslaglenzen: vorm en dynamiek. *Stromingen* 6(4): 13-26.
28. Schot, P.P., S.C. Dekker & A. Poot, 2004. The dynamic form of rainwater lenses in drained fens, *Journal of Hydrology* 293: 74-84.
29. Van der Wal, B. 2001. Neerslaglenzen: sterke ruimtelijke variatie. *Stromingen* 7(3): 17-24.
30. Gijsbert Cirkel wordt niet alleen begeleid door mij, maar ook door ecooloog en ex-Kiwaan Arthur Meuleman (thans Waterschap Brabantse Delta) en Sjoerd van der Zee, hoogleraar Bodemfysica, Ecohydrologie & Grondwatermanagement van Wageningen Universiteit.
31. Van der Wouw, M., 2000. De GHG, zo veranderlijk als het weer. *Stromingen* 6(3): 23-28.
32. Runhaar, J., Witte, J.P.M., Verburg, P.H., 1997. Groundwater level, water supply and vegetation. *Wetlands* 17: 528-538.
33. Daarbij begeleid door Rien Aerts, hoogleraar van de afdeling Systeemecologie aan de Vrije Universiteit, Peter van Bodemgom, ook uit deze groep, Jos van Dam en Sjoerd van der Zee, beiden Wageningen Universiteit, en, ten slotte, door mijzelf.
34. Bartholomeus, R.P., J.P.M. Witte, P.M. van Bodegom & R. Aerts, 2008. The need of data harmonization to derive robust empirical soil-vegetation relationships. *Journal of Vegetation Science*.
35. Von Asmuth, J.R., M.F.P. Bierkens & C. Maas, 2002. Transfer function noise modelling in continuous time using predefined impulse response functions. *Water Resources Research* 38: 2301-2312.
36. Witte, J.P.M., 1996. De waarde van natuur. Zeldzaamheid en de botanische waardering van gebieden. *Landschap* 13(2): 79-95.
37. Witte, J.P.M., 1998. *National water management and the value of nature*. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen.
38. Witte, J.P.M. & F. Klijn, 1997. Waardering van standplaatstypen. Vuistregels voor een beoordeling van potentiële botanische natuurwaarden. *Landschap* 14(2): 105-109.
39. Witte, J.P.M. & A.F.M. Meuleman, 2006. *Waarden en baten van natuur*. Kiwa WR, Nieuwegein.
40. Witte, J.P.M. & A.F.M. Meuleman, 2007. Hoe bepaal je de waarde van natuur? *H<sub>2</sub>O* 16: 16-18.
41. Witte, J.P.M. & P.J.J.F. Torfs, 2003. Scale dependency and fractal dimension of rarity. *Ecography* 26: 60-68.
42. Tamis, W.L.M., B. Odé & J.P.M. Witte, 2003. *Possible consequences of the new IUCN regional guidelines for a Red List of vascular plant species in the Netherlands*. In: De Jongh, H.H., O.S. Bánki, W. Bermands and M.J. van der Werff ten Bosch (eds.): The Harmonization of red lists for the threatened species in Europe. Commission for International Nature Protection, Leiden.
43. He, F. & K.J. Gaston, 2000. Estimating species abundance from occurrence. *The American naturalist* 156: 553-559.
44. He, F. & W. Reed, 2006. *Downscaling abundance from the distribution of species: occupancy theory and applications*. Scaling and Uncertainty in Ecology: Methods and Applications (ed. by J. Wu, B. Jones, H. Li & O. Loucks), pp. 89-108. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
45. Kunin, W.E., 1998. Extrapolating species abundance across spatial scales. *Science* 281:1513-1515.
46. Kunin, W.E., S. Hartley & J.J. Lennon, 2000. Scaling down: on the challenge of estimating abundance from occurrence patterns. *The American naturalist* 156: 560-566.
47. Witte, J.P.M., F. He & C.L.G. Groen, 2008. Scaling species up and down across spatial scales: the problem of grid origin. *Global Ecology and Biogeography*.
48. Van den Hurk, B., A.K. Tank, G. Lenderink, A. van Ulden, G.J. van Oldenborgh, C. Katsman, H. van den Brink, F. Keller, J. Bessembinder, G. Burgers, G. Komen, W. Hazeleger & S. Drijfhout, 2006. *KNMI Climate Change Scenarios 2006 for the Netherlands*. KNMI, De Bilt.
49. Scenario W+

50. Jansen, P.C., J. Runhaar, J.P.M. Witte & J.C. van Dam, 2000. *Vochtindicatie van graslandvegetaties in relatie tot de vochttoestand van de bodem*. Alterra, Wageningen.
51. Bartholomeus, R.P., et al., in prep. Critical soil conditions for oxygen availability to plant roots: improvement of the Feddes-function. *Journal of Hydrology*.
52. Begeleid door Rien Aerts, Peter van Bodegom en mij.
53. Ordoñez, J.C., P.M. van Bodegom, J.P.M. Witte, I.J. Wright, P.B. Reich, R. Aerts, in prep. A cross continental study of relationships between leaf traits, climate and soil proxies of nutrient availability. *Global ecology and Biogeography*, submitted.
54. Bijvoorbeeld: Van Oene, H., F. Berendse & C.G.F. de Kovel, 1999. Model analysis of the effects of historic CO<sub>2</sub> levels and Nitrogen inputs on vegetation succession. *Ecological applications* 9: 920-935.
55. Kruijt, B., J.P.M. Witte, C. Jacobs & T. Kroon, 2008. Effects of rising atmospheric CO<sub>2</sub> on evapotranspiration and soil moisture: a practical approach for the Netherlands. *Journal of Hydrology* 349: 257-267.
56. Witte, J.P.M., B. Kruijt & C. Maas, 2005. *The effects of rising CO<sub>2</sub> levels on evapotranspiration*. Kiwa WR, Nieuwegein.
57. Witte, J.P.M., R.P. Bartholomeus, G. Cirkel & P.W.T.J Kamps, in prep. *Ecohydrologische gevolgen van klimaatverandering voor de kustduinen van Nederland*. Kiwa WR, Nieuwegein.
58. Taiz, L. & E. Zeiger, 1991. *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, California.
59. Koerselman, W., Meuleman, A.F.M., & De Haan, M.W.A., 1998. *Ecohydrologische effectvoorspelling duinen. Standplaatsmodellering in NICHE Duinen*. Kiwa WR, Nieuwegein.
60. Meuleman, A.F., R.A. Kloosterman, W. Koerselman, M. den Besten & A.J.M. Jansen, 1996. NICHE: een nieuw instrument voor hydro-ecologische effectvoorspelling. *H<sub>2</sub>O* 5: 37-9.
61. Runhaar, J., G.W.W. Wamelink, S.M. Hennekens en J.C. Gehrels, 2003. Realisatie van natuurdoelen als functie van de hydrologie. *Landschap* 20(3): 143-153.
62. Witte, J.P.M., M.W.A. de Haan & M.J.M. Hootsmans, 2007. PROBE: een model voor vegetatiedoelen. *Landschap* 24(2): 77-87.
63. De Haan, M.W.A., A. Doomen, C. Schellingen & M. Stark, 2006. *Optimalisatie natuur en waterwinning in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Milieueffectrapport 'Korte termijn'. Deelrapport 'Natuur en Landschap'*. Kiwa WR, Nieuwegein.
64. Cornelissen, J.H.C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D.E. Gurevich, P.B. Reich, H. ter Steege, H.D. Morgan, M.G.A. van der Heijden, H.G. Pausas & H. Poorter, 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
65. McGill, B.J., B.J. Enquist, E. Weiher & M. Westoby, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
66. Witte, J.P.M., J.A.M. Meuleman, S. van der Schaaf & B. Raterman, 2004. *Eco-hydrology and Biodiversity*. In: Feddes, R.A., G.H. de Rooij & J.C. van Dam (eds.), *Unsaturated Zone Modelling: Progress, Challenges and Applications*, p. 301-329. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht/Boston/London.
67. Witte, J.P.M., J. Runhaar & R. van Ek, 2008. *Ecohydrological modelling for managing scarce water resources in a groundwater-dominated temperate system*. In: Harper, D., M. Zalewski, E. Jorgensen & N. Pacini (eds.), *Ecohydrology: Processes, Models and Case Studies*. CABI Publishing, Oxfordshire, UK.
68. Witte, J.P.M., R. Wójcik, P.J.J.F. Torfs, M.W.H. de Haan & S. Hennekens, 2007. Bayesian classification of vegetation types with Gaussian mixture density fitting to indicator values. *Journal of Vegetation Science* 18: 605-612.